Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Maserbildung an Holz und Rinde

von

Ida Vepřek.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 1 Doppeltafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. December 1902.)

Im Jahre 1901 erwarb das pflanzenphysiologische Institut der Wiener Universität einen höchst interessanten maserig gewordenen Stamm einer Eiche, angeblich einer Zerreiche. Während sonst die Maserung nur als eine locale Bildung auftritt, indem sich an einzelnen Stellen des Holzkörpers Maserknollen oder Maserkröpfe bilden, oder die Überwallung an Stammwunden maserig geworden ist, war hier die ganze Oberfläche des ziemlich mächtigen Stammes maserig und zwar erschien nicht nur der Holzkörper, sondern auch die theilweise noch anhaftende Rinde der abnormen Bildung unterworfen.

Es wurde mir die Aufgabe zutheil, die anatomischen Verhältnisse dieser Maserbildung möglichst genau im Vergleiche zu den normalen Bildungen des Holzes und der Rinde zu studieren. Diese Aufgabe erscheint wohl als eine umso lohnendere, als über die anatomischen Verhältnisse der Maserbildung bisher nur sehr lückenhafte Beobachtungen angestellt wurden.

Die vorliegende kleine Arbeit bildet nicht nur einen, wie ich glaube, brauchbaren Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie der Maserbildung des Holzes und der Rinde, sondern enthält auch einige neue histologische Details von allgemeinerem Interesse.

1154

I. Vepřek,

Der Baum, welcher der Untersuchung zugrunde lag, stammte aus dem Comitate Bihar in Ungarn, wo er aus geschlossenem Waldbestande genommen wurde, und zeigte nicht nur am Stamme, sondern auch an den Ästen die maserige Bildung. Die Nachbarbäume sollen nach Angabe des Försters, in dessen Revier der Stamm gefällt wurde, eine ähnliche Abnormität nicht besessen haben. Der zur Untersuchung vorliegende Stammabschnitt hat eine Höhe von 1 m und einen mittleren Durchmesser von $32\,cm$. Die ganze Oberfläche des Stammes ohne die geringste Lücke ist maserig, und zwar so stark, dass der Querschnitt gelappt erscheint. Der Stamm war stellenweise noch von Rinde bedeckt und auch letztere trug den Charakter der Maserbildung an sich. Die Angabe, dass der gemaserte Stamm Quercus cerris angehöre, wurde durch das Lupenbild des Querschnittes bestätigt.

Unter Maserwuchs versteht man bekanntlich eine Holzbildung mit unregelmäßig verlaufender Holzfaser.² Die abnorme Anordnung der Holzelemente ist nach der Ansicht der meisten Beobachter³ durch das Vorhandensein zahlreicher Adventivknospen bedingt. Nach der Ansicht einiger Forscher⁴ kann auch unabhängig von der Bildung adventiver Knospen eine Vermehrung und Verbreiterung der Markstrahlen eintreten, welche zur Maserbildung führt.⁵

¹ Über Bestimmung der Eichenarten nach dem Lupenbilde des Holzquerschnittes siehe J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, I. Aufl., Leipzig, 1873, S. 607, Fig. 76.

² Siehe hierüber Nördlinger, Deutsche Forstbotanik, Stuttgart, 1874, Bd. I, S. 274.

³ H. R. Göppert, Über Maserbildung, Breslauer Samenkatalog, nach Bot. Centbl., Bd. VI, 1881, S. 41.

Derselbe: Beiträge zur Pathologie und Morphologie fossiler Stämme, Paläontographica, Bd. XXVIII, Lfg. 3, nach Bot. Centbl., Bd. IX. 1882, S. 157.

M. T. Masters, Pflanzenteratologie, Leipzig, 1886, S. 474.

Weitere Literatur bei Frank, siehe unten.

⁴ Nördlinger, 1. c., S. 275.

A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, Bd. I, 2. Aufl., Breslau, 1895, S. 80.

 $^{^5}$ Über das Auftreten der Maserung aus pathologischen Ursachen vergleiche S. 8.

I. Makroskopische Untersuchung.

Die oberflächliche Structur des Holzkörpers lässt sich am besten der beigegebenen Fig. 1 entnehmen. Man erkennt, dass der ganze Stamm von wulstförmigen geschlängelten Auswüchsen bedeckt ist, welche grubenförmige Vertiefungen umschließen. Während an den Wülsten die Holzfasern in der Richtung derselben verlaufen, legen sie sich an den von ihnen eingeschlossenen Gruben kreisförmig um das vertiefte Centrum. Diese centrische Bildung beobachtete Frank¹ am Holze eines Maserkropfes und nennt sie »Augen der Maser«. Mehrere Augen werden wieder von bogig verlaufenden Holzfasern eingeschlossen. Der bedeutenden Veränderung des Holzes in tangentialer Richtung entspricht im vorliegenden Falle eine ebenso auffallende im Querschnitte. Diese Thatsache erscheint mir deshalb bemerkenswert, weil in einem von Frank untersuchten Maserkropfe von Quercus im Gegensatze zu dem mir zur Verfügung stehenden Materiale eine abnorme Ausbildung im Querschnitte nicht auftrat.

Die Jahresringe unseres Maserstammes weichen bezüglich Breite und Verlauf von den normal ausgebildeten sehr erheblich ab. Die gegen das Stammcentrum gelegenen sind kreisförmig und haben eine durchschnittliche Breite von 1.5 mm. Gegen die äußere Grenze des inneren Stammdrittels nimmt die Breite bis auf 0.75 mm ab. Im mittleren Drittel steigt sie auf 5 mm, und nimmt gegen die Peripherie des Stammes wieder ab. In der peripheren Zone sind die Jahresringe so schmal, dass eine genaue Auseinanderhaltung der einzelnen mit freiem Auge unmöglich ist. Die Störungen der Breitenentwickelung der Jahresringe gehen von dunkelbraun gefärbten Partien aus, welche sich besonders häufig im äußersten Theile des Holzes und auch in jenem finden, in dem die erste Breitenabnahme der Jahresringe auftritt. In unregelmäßiger Vertheilung reichen sie verschieden tief vom äußersten Stammdrittel in das mittlere hinein und hier kann man deutlich beobachten, wie die daselbst bedeutende Breite der Jahresringe gegen die dunklen Partien

¹ l. c., S. 83, Fig. 16, Abb. A.

hin abnimmt. Dadurch verwandelt sich der normale kreisförmige Verlauf der Jahresringe in einen wellenförmigen. Innerhalb der braunen Stellen erscheinen alle Jahresringe verschmälert. Infolge dessen muss auch die Breitenentwickelung des ganzen Stammes in den Radien, längs welcher die erwähnten gebräunten Partien verlaufen, vermindert sein. Infolge dessen ist der Stamm im Querschnitte von einer wellenförmigen Linie begrenzt, was in den eingangs erwähnten Wülsten und grubigen Vertiefungen zum Ausdrucke kommt.

II. Mikroskopische Untersuchung.

a) Zusammensetzung des Holzkörpers.

Bei der Darstellung der mikroskopischen Untersuchung beginne ich bei den störungerregenden, intensiv braun gefärbten Stellen.

Die Zellen, welche den Kern derselben zusammensetzen, sind durch unverholzte Wände ausgezeichnet und gleichen hierin und in ihrer sonstigen Ausbildung gewissen Phloëmelementen; es erscheint mir daher wahrscheinlich, dass es sich hier thatsächlich um localisiertes Auftreten von Phloëm im Holze handelt. Die Hauptmasse dieses Gewebes besteht aus Zellen, die den Sklerenchymzellen der Rinde gleichen. Sie besitzen enges Lumen und strahlenförmig davon auslaufende verzweigte Porencanäle. Diese Sklerenchymzellen bilden runde Nester, die durch Phloëmparenchym voneinander getrennt sind. Die Zellwände des letzteren sind intensiv gebräunt, bisweilen ist deren Lumen von braunen Körnern erfüllt. Diese Phloëmelemente sind rings von parenchymatischen verholzten Zellen umschlossen und durch diese vom eigentlichen Holze getrennt. Nur ausnahmsweise schließen direct an diese Rindenelemente solche des Xylems an. Das Vorkommen von Phloëmelementen im Holze 1 ist in dem besprochenen Falle zweifellos eine

¹ Über Vorkommen von Phloëmtheilen im Holzkörper bei anomalen Hölzern siehe J. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Wien, 1898, S. 193 und die daselbst citierte Literatur. Ferner

H. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart, 1899, S. 972, ff.

pathologische Erscheinung.¹ Beobachtungen über deren Entstehung waren an dem vollkommen ausgebildeten Materiale unmöglich.

Um das isolierte Phloëm schließt ringsum ein Parenchymgewebe. Die Zellen desselben sind isodiametrisch, manchmal in radialer Richtung gestreckt. Die Zellwände färben sich durch Einwirkung von Phloroglucin und Salzsäure roth, sind also verholzt. Diese Parenchymzellen führen ähnlich wie die oben erwähnten Phloëmparenchymzellen braune körnchenförmige Inhaltsstoffe. Nach den vorgenommenen Reactionen sind diese Körper weder Gerbstoffe, noch Harze oder Wundgummi. Mit letzterem stimmen sie aber darin überein, dass sie in Alkohol, Äther, Schwefelsäure und Kalilauge unlöslich sind, sich in kochender Salpetersäure und in Eau de Javelle, allerdings in letzterem erst nach halbtägiger Einwirkung, lösen. Die weiteren Reactionen auf Wundgummi² gaben negative Resultate. Dieses Parenchymgewebe ähnelt den Markstrahlen, unterscheidet sich jedoch von diesen durch die vorwiegend isodiametrische Ausbildung seiner Elemente und deren ganz unregelmäßige Anordnung.

Das zuerst ganz gleichförmige Parenchymgewebe erleidet seitlich von den Gewebspartieen, welche aus Phloëmelementen zusammengesetzt sind, eine Veränderung durch das Hinzutreten von Elementen des Xylems. Holzparenchymzellen und Tracheïden schieben sich zuerst spärlich zwischen seine Elemente ein. Doch bald verliert das Parenchym, welches die Grundmasse gebildet hatte, seine Mächtigkeit, Holzparenchym und Tracheïden vermehren sich und zwischen ihnen erscheinen einreihige Markstrahlen in größerer Zahl als im normalen Holze. Dagegen bleiben Gefäße und Libriform in der Ausbildung hinter den anderen Bestandtheilen des Xylems zurück. Erst in der Zone, in welcher die Zusammensetzung des

¹ Ich komme später auf diese Erscheinung zurück.

² Frank, l. c., S. 32, 33. Wundgummi speichert aus Fuchsinlösung den Farbstoff, färbt sich durch Phloroglucin und Salzsäure roth. Wenn man durch eine Viertelstunde in verdünnter Salzsäure und chlorsaurem Cali digeriert, so wird das Gummi in einen Körper übergeführt, welcher in Weingeist leicht löslich ist. Längeres Digerieren bringt den Körper zum Verschwinden.

Holzes sich der normalen nähert, also im mittleren Stammdrittel, finden sich Gefäße regelmäßig vor, das Libriform dagegen erscheint auch hier vermindert, und zwar sind einzelne Zellen desselben von einreihigen Markstrahlen eingeschlossen. Das für Eichenholz charakteristische Libriformgewebe¹ ist hier auf einzelne zerstreute Librimformzellen reduciert. Erwähnenswert ist auch der veränderte histologische Bau des Libriforms. Die Zellwände der Fasern haben schwach wellenförmige Contouren, die wahrscheinlich durch einen seitlich auf sie ausgeübten Druck, der in der Ausbildung geförderter Parenchym- und Markstrahlzellen seinen Grund hat, hervorgerufen wurden. Außerdem erleidet das Lumen dieser Zellen durch ungleichmäßige Wandverdickung Einengungen, die so weit gehen können, dass das Lumen fast vollständig verschwindet. Die unregelmäßige Einengung des Lumens fand ich beim Libriform des abnormen Holzes allgemein verbreitet. In schwächerer Ausbildung ist sie selbst im mittleren Stammdrittel, das sonst seiner Zusammensetzung nach dem normalen Holze nahe kommt, nachzuweisen.

Das um den Phloëmkern zur Entwickelung gekommene Parenchym erfährt auch nach außen gegen die Stammperipherie zu eine allmähliche Umgestaltung. Seine Ausdehnung vermindert sich, die isodiametrischen Zellen strecken sich in radialer Richtung, die braunen Körner des Zellumens werden selten und verschwinden vollständig. In dieser Ausbildung unterscheidet sich das Gewebe nicht mehr von auffallend breit entwickelten Markstrahlen. Diese reichen bis an die Peripherie des Holzkörpers und bilden dort die Centren der Augen der Maser.

Soweit geht meine Untersuchung bezüglich der Zusammensetzung des Maserholzes. Abgesehen vom Vorkommen von Phloëmtheilen im Holze hebe ich als Hauptmerkmale hervor:

Ausschließliche Entwickelung von kurzzelligem Parenchymgewebe an den Stellen, die als Ausgangspunkte der Maserung zu bezeichnen sind;

¹ J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 1. Aufl., Leipzig, 1873, S. 605.

geförderte Entwickelung der Markstrahlzellen in den an diese Ausgangsstellen anschließenden gleichalterigen und den in gleichen Radien liegenden jüngeren Jahresringen;

gehinderte Entwickelung der Gefäße und des Libriforms.

b) Faserverlauf im Holzkörper.

Der zweite Theil meiner Beobachtungen am Maserholze bezieht sich auf den Faserverlauf. Die unregelmäßige Anordnung der Holzfaser bildet, wie eingangs erwähnt, das charakteristische Merkmal der Maserung. Trotzdem ist in der einschlägigen Literatur keine genaue Darstellung dieser Verhältnisse enthalten. Frank¹ sagt darüber, dass durch die auffallende Breitenentwickelung der Markstrahlen die Holzzellen gekrümmten Verlauf bekommen müssen. Bei dem von mir untersuchten Materiale werden die Holzelemente sowohl durch das aus isodiametrischen Zellen bestehende Parenchymgewebe als auch durch die breiten Markstrahlen aus der normalen Lage gebracht. Infolge dessen verlaufen die Holzfasern nicht parallel der Stammachse, sondern nehmen einen tangential schiefen Verlauf, wobei die einzelnen Zellen mit der Stammachse die verschiedensten Winkel bilden, ja sich sogar senkrecht zu ihr stellen können. Darum sieht man schon makroskopisch an Ouerschnitten längsdurchschnittene Gefäße, mikroskopisch an denselben Schnitten Holzparenchym und Tracheïden im Längsverlaufe.

Bei der Darstellung der mikroskopischen Untersuchung gehe ich in derselben Reihenfolge vor, wie bei jener über die Zusammensetzung des Holzes. Die ersten in der kurzzelligen parenchymatischen Grundmasse spärlich auftretenden Xylemelemente sind durch deren mächtige Entwickelung in ihrer Längenerstreckung gehindert. Aus diesem Grunde sind Holzparenchymzellen und Tracheïden in tangentialer Ebene wellenoder knieförmig gebogen. Die Tracheïden erscheinen oft an ihren Enden gegabelt. Wo die genannten Xylemelemente häufiger werden und sich zu Strängen vereinigen, verlaufen diese bogenförmig zwischen dem gleichartigen Parenchym.

¹ l. c., S. 80.

Am auffallendsten ist die Ablenkung, welche die abnormal breiten Markstrahlen bewirken. Da die Holzfasern auch hier vorwiegend in tangentialer Richtung ausweichen, so geben Tangentialschnitte die klarsten Bilder. Um den im Centrum befindlichen Markstrahl (Fig. 4, M) legen sich Holzparenchymzellen p und einreihige Markstrahlen m ringförmig herum, daran schließt eine Zone von Tracheïden t ebenfalls mit einreihigen Markstrahlen untermischt, einen äußeren Ring bildend. Ähnliche Lagerungsformen entstehen, wenn ein- bis vierreihige Markstrahlen, welche mit Holzparenchym und Tracheïden abwechseln, sich bogenförmig aneinander reihen; in dieser Ausbildung fehlt das Parenchym im Centrum.

c) Ursache der Maserung.

Zusammensetzung und Faserverlauf des Holzes unterliegen Veränderungen, welche von im Holze auftretenden Phloëmpartieen und um diese gelagertem Parenchymgewebe ausgehen, die sich aber mit allseitiger Entfernung von diesen Stellen verringern, so dass der normale Holzbau wieder erreicht wird. Im innersten und äußersten Stammdrittel treten aber diese störungerregenden Gebilde so zahlreich auf, dass daselbst eine Rückkehr zum normalen Bau nicht erreicht wird, wodurch der Stamm durchwegs gemasert erscheint. Welche Entstehungsursache haben aber die störungerregenden Partieen? Ihr Ursprung ist wohl nicht auf teratologische Verhältnisse zurückzuführen, sondern sie sind durch äußere Einflüsse bewirkt worden.

Wie schon einleitend erwähnt, kommt in vielen Fällen die Maserbildung durch Vermehrung der Adventivknospen zustande. Diese Art der Maserbildung ist als eine Bildungsabweichung¹ des Holzes zu betrachten. Zweifellos gibt es aber Maserbildungen, welche durch äußere Verletzungen veranlasst werden; in diesem Falle ist also die Maserung als eine pathologische Erscheinung zu betrachten. Dieser letztere Fall findet sich an Überwallungswülsten von Wunden, sowie bei einer

¹ Nach R. Hartig kann der »Wellen- oder Wimmerwuchs« oft durch Längsdruck zustande kommen. Clb. f. ges. Forstwesen, 1901, April.

Beschädigung des Baumes z. B. durch Feuer. 1 Die maserige Structur des Holzes ist in diesen Fällen natürlich auf die verletzten Stammtheile beschränkt. Wie in den zuletzt angeführten Beispielen ist die in dem untersuchten Zerreichenstamme auftretende Maserung auch eine pathologische Erscheinung. Die abnorme Holzbildung ist nämlich, wie später nachgewiesen werden soll, durch Verwundung bewirkt worden; welche Entstehungsursache den Verletzungen zugrunde lag, ist schwer nachzuweisen, möglicherweise sind die Wunden durch die Thätigkeit von Insecten hervorgerufen worden.² Thatsächlich habe ich, höchstwahrscheinlich von Käferlarven herrührende, unausgeheilte Bohrlöcher an dem maserigen Eichenstamme beobachtet. Es ist anzunehmen, dass diese Verwundungen zur Maserbildung geführt haben, in welchem Falle die Bohrwunden aber nicht mehr ersichtlich sind. Für die Annahme einer derartigen Verletzung spricht der Umstand, dass die dunklen Phloëmgewebe, die an den Stellen der alten Wunden liegen, trotz einer allgemeinen Ähnlichkeit doch bezüglich Größe, Gestalt und Vertheilung in ihrem Verbreitungsgebiete von einander abweichen.

Wenn die Maserung im vorliegenden Falle auf vernarbte Wunden zurückzuführen ist, so muss das um die verletzten Stellen ausgebildete Gewebe die Eigenschaften des Wundholzes zeigen. Ich habe darum die Ergebnisse meiner Untersuchung bezüglich Zusammensetzung des Maserholzes mit den Beobachtungen verglichen, welche de Vries³ an Wundholz gemacht hat. Ich erwartete keineswegs eine genaue Übereinstimmung der beiderseitigen Ergebnisse, denn de Vries brachte seinen Versuchsobjecten je einen bestimmmt orientierten Schnitt bei und beobachtete alle Entwickelungsstadien des Wundholzes,

¹ Nördlinger, l. c., S. 275.

² Ratzeburg, Die Waldverderbnis, Bd. I., Berlin, 1866, S. 49. Es ist an dieser Stelle auf die »Markflecke« hinzuweisen, eine lang bekannte Erscheinung, bei der nach Kienitz die durch eine Fliegenlarve verursachten Fraßgänge durch Wundparenchym ausgefüllt werden. Kienitz, Bot. Centbl., Bd. XIV, 1883, S. 21 ff., Wilhelm in J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, II. Auflage, Bd. II, S. 29.

 $^{^3}$ H. de Vries, Über Wundholz, nach Separatabdruck aus »Flora«, Regensburg, 1876.

während die natürlichen Verwundungen von *Quercus cerris* nach sehr verschiedenen Richtungen erfolgten und mir nur das Endergebnis aller durch die Verletzungen bedingten Bildungen zur Untersuchung vorlag. Von kurz- und langzelligem Wundholze,¹ sowie dessen Unterabtheilungen kann ich bei *Quercus* nicht sprechen, dagegen vermochte ich Übereinstimmung in Bezug auf mir wichtig erscheinende Merkmale festzustellen, die ich in Kürze folgen lasse. Sowohl im Wundholze,² als in dem mir vorliegenden Maserholz ist die Zellenlänge nahe der Wunde am geringsten; die Differenzierung des Holzes nimmt gegen die Wunde hin allmählich ab, Libriform und Gefäße treten in der Ausbildung gegen parenchymatische Elemente und Tracheïden zurück.

Bezüglich des Faserverlaufes benützte ich neben de Vries, der verhältnismäßig kurz die schiefe Faserrichtung3 im Wundholze behandelt, eine Arbeit von Mäule,4 welche mir wertvolle Vergleichspunkte lieferte. Auch hier ist eine ins Detail gehende Übereinstimmung nicht zu erwarten. Mäule⁵ sagt: »Je nach Art und Vertheilung der vorhandenen Elemente ist auch das Gesammtbild, das der Faserverlauf im Wundholze darbietet, ein wechselndes. Wie der Bau des normalen Holzes, so sind auch die Habitusbilder des Wundholzes für die meisten Pflanzen typisch.« Ebenso sind auch hier die complicierten Verhältnisse der natürlichen Verwundung zu berücksichtigen. Im nachfolgenden führe ich jene Wahrnehmungen Mäule's an, die sich mit meinen in Übereinstimmung bringen lassen. Die nach der Verwundung zuerst abgeschiedenen isodiametrischen Zellen kehren allmählich zur normalen Faserlänge zurück. Stoßen sie bei dieser Streckung auf eine Hemmung, so weichen sie in der Richtung des geringsten Widerstandes aus. Das Ausweichen erfolgt in den meisten Fällen tangential nach rechts oder links. Da jede jugendliche Wundholzfaser ein- oder mehrmal zum

¹ de Vries, l. c., S. 10, 11.

² de Vries, l. c., S. 17, 18.

³ de Vries, l. c., S. 34.

⁴ C. Mäule, Der Faserverlauf im Wundholze, Bibliotheca Botanica, Heft 33, Stuttgart, 1895.

⁵ 1. c., S. 11.

Umbiegen gezwungen ist, entsteht ein anscheinend ganz regelloser Faserverlauf, dem aber doch eine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt, worauf einige immer wiederkehrende Formen hinweisen; zu diesen gehören hauptsächlich knäuelige¹ und wellige Anordnungen der Fasern.² Alle Holzelemente, die in jener Zone bereits ausgebildet sind, betheiligen sich an der Knäuelbildung.³

Die interessante Erscheinung, dass Phloëmpartieen rings vom Holze umschlossen auftreten, beobachtete auch Mäule⁴ bei Vernarbung breiter Ringel- und schmaler Längswunden; ich führe diese Ähnlichkeit als weiteren Beweis der Richtigkeit meiner Annahme an.

Endlich beobachtete ich, allerdings vereinzelt, den directen Anschluss des Holzes an das isolierte Phloëm ohne Zwischenlagerung von kurzzelligem Parenchym. Die Elemente des Holzes erfahren an diesen Stellen eine Veränderung, die durch die directe Einwirkung der hier erfolgten Verwundung bedingt ist, indem die Gefäße zahlreiche Thyllen ausbilden (Fig. 3, th). Diese Schutzvorkehrung gegen Wunden, welche einen luftdichten Verschluss der Gefäße herstellt, ist bei Hölzern mit weiten Gefäßen, zu denen auch Quercus gehört, häufig.⁵

Auf Grund der Beobachtungen, dass das Maserholz von Quercus cerris in den wesentlichen Merkmalen mit dem Wundholze übereinstimmt, das Holz stellenweise die natürlichen Schutzmittel gegen directe Verwundung ausgebildet hat und im äußeren Stammtheile noch frische Insectenbohrlöcher sich vorfinden, schließe ich, dass die Maserung in dem untersuchten Falle durch zahlreiche Verwundungen hervorgerufen wurde. Diese erfolgten in zwei Perioden, die durch eine Zeit ungestörten Wachsthums unterbrochen waren, wie es die Ausbildung des Maserholzes in einer inneren und einer äußeren Zone mit dazwischen gelegenem normalen Holze beweist.

¹ Vergl. Fig. 4 und Mäule, Tf. II, Fig. 4.

² Mäule, l. c., S. 8.

³ Mäule, l. c., S. 11.

^{4 1.} c., S. 23, 24.

⁵ Frank, l. c., S. 35.

1164 I. Vepřek,

d) Maserung des Phloëms.

Die Maserung soll, nach der Angabe des Försters, aus dessen Hand der Stamm in den Besitz des pflanzenphysiologischen Institutes übergieng, äußerlich an der Rinde nicht bemerkbar gewesen sein; beim Ablösen derselben dagegen fällt ihr abnormer Bau sogleich auf. Um einen Vergleich zu ermöglichen, will ich kurz den Bau des normalen Phloëms von Quercus cerris vorausschicken. Bei Quercus cerris wechseln rings um den Stamm gehende Schichten von Phloëmparenchym, in welchem einzelne Zellen Drusen von oxalsaurem Kalke enthalten, und Siebröhren mit Schichten von Bastfasern, die in älteren Jahresringen von Krystallkammerfasern begleitet sind. Sklerenchymzellen liegen gegen die Peripherie der secundären Rinde. Eine derartige regelmäßige Aufeinanderfolge der Phloëmelemente fehlt der abnormen Rinde. An der dem Holzkörper zugewendeten Seite ist die secundäre Rinde in Höcker ausgezogen, die den tiefliegenden Augen der Maser entsprechen, gleichsam der Abdruck derselben sind. Das so gestaltete Gewebe ist dunkelbraun und bröckelig. Auf seiner dem Holze zugewendeten Seite liegen braune Fasern, die sich in mehrere Centimeter langen Stücken ablösen lassen. Diese Fasern bestehen aus Bastzellen, die rings umgeben sind von einer gegen das normale Phloëm außerordentlich vermehrten Zahl von Krystallkammerfasern. An diese legt sich das meist zerdrückte Bastparenchym, welches braun gefärbte Zellwände hat, und in vielen Zellen Krystalldrusen enthält, an. Der Längsverlauf der bisher besprochenen Elemente stimmt mit der Längserstreckung der ablösbaren Fasern überein; diese wieder legen sich bogenoder schneckenförmig an die Erhabenheiten und Vertiefungen der bröckeligen Hauptmasse des abnormen Phloëms. Letztere besteht aus den bereits angeführten Elementen; zwischen ihnen liegen noch Sklerenchymnester von gleicher Ausbildung wie die im Holzkörper befindlichen. Sie sind schon mit freiem Auge als weiße Punkte bemerkbar. Die Anordnung der Zellen ist vollständig regellos.

Bevor ich auf den histologischen Bau des maserigen Phloëms, der interessante Erscheinungen darbietet, eingehe, will ich meine Beobachtung bezüglich des Vorkommens der Markstrahlen voranstellen. Zwischen den Phloëmelementen treten einreihige Markstrahlen auf. Die dem Holze eigenthümlichen breiten, mehrreihigen Markstrahlen fand ich im Phloëm nirgends. An den Stellen, wo die Augen der Maser die Grenze des Holzkörpers erreichen, legen sich die Phloëmbestandtheile bogenförmig in derselben Art wie die Xylemelemente um die breiten Markstrahlmassen. An diesen Stellen aber hat der Markstrahl in seinem centralen Theile eine Lücke;1 diese wird umgeben von braunen vertrockneten Zellen; nur die äußersten Zellschichten des Markstrahles sind noch vollkommen intact. Eine Fortsetzung der breiten Markstrahlen ins Phloëm hinein konnte ich nirgends nachweisen. Ich enthalte mich aber der Behauptung, dass ein Übertritt der Markstrahlen in die secundäre Rinde überhaupt an keiner Stelle erfolgt sei, denn die geringe Menge und die Minderwertigkeit des Rindenmateriales schränkte meine Beobachtungen ein. Ich füge hier eine Angabe Frank's2 ein, der zufolge die abnorm breiten Markstrahlmassen unverändert in die secundäre Rinde übertreten, infolge dessen letztere dieselbe Maserung zeigt wie das Holz.

In histologischer Beziehung weichen die Krystallkammerfasern, besonders aber die Bastfasern vom normalen Baue ab.

Die Krystallkammerfasern, deren Wände spärliche Poren besitzen (Fig. 5, p), enthalten in jeder Zelle einen monoklinen Krystall von oxalsaurem Kalke (Fig. 5). Die Wände dieser Zellen sind stark verdickt und schmiegen sich enge den Krystallen an, so dass es nach Auflösen der letzteren durch Salzsäure aussieht, als wären sie noch in den Zellen enthalten.

Eine interessante Erscheinung zeigen die Bastfasern. Die schon beim Libriform durch ungleichmäßige Wandverdickung bewirkte Verengung des Lumens zeigt sich auch bei den Bastfasern nur in verstärktem Maße, so dass selbst ein partielles Schwinden des Lumens erfolgen kann. Die Bastfasern sind

¹ Vergl. Fig. 4.

² 1. c., S. 83.

dadurch an zahlreichen Stellen solid ¹ (Fig. 5, b). Außerdem erscheinen sie vielfach wellenförmig contouriert, ² da ihre Wände durch anliegende Markstrahlzellen concav eingedrückt werden. All' die genannten histologischen Merkmale fehlen den normalen Phloëmelementen vollständig, sind also eine Folge der Maserung.

Maserholz von Juglans regia.

Obgleich ich vom Nussholze im Vergleiche zum Zerreichenholze nur Material von beschränktem Umfange verwenden konnte — das untersuchte Stück hatte einen beiläufigen cubischen Inhalt von 1000 cm³ — so ergab sich doch die interessante Thatsache, dass die Resultate in vielen Beziehungen mit den an *Quercus cerris* ermittelten Beobachtungen übereinstimmten.

Das mir vorliegende Maserholz von *Juglans regia* ist von zahlreichen kleinen Rissen durchzogen. Die Vermuthung, dem Gewebe fehlen an diesen Stellen die mechanischen Elemente, wurde durch die Untersuchung bestätigt.

Die den Rissen zunächst gelegenen Partieen werden von einem gleichförmigen Parenchymgewebe gebildet, dessen Elemente im Gegensatze zu *Quercus cerris* deutlich radial gestreckt sind. Das Lumen dieser Zellen ist sehr eng. Mit zunehmender Entfernung von den Rissen treten in dieses Gewebe Elemente des Xylems, vorwiegend Holzparenchym und Tracheïden. Libriform gelangt in größerer Menge als bei *Quercus* zur Ausbildung, Gefäße sind spärlich vorhanden. Auch bei *Juglans* kann man den Übergang des mächtigen Parenchymgewebes zu typischen Markstrahlen beobachten. Überhaupt besitzt das Maserholz

¹ Über diese Erscheinung bei normalen Pflanzen siehe J. Wiesner, Beitrag zur Kenntnis indischer Faserpflanzen. Sitzungsbericht d. Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXII, Abth. II, 1870, S. 28, 29.

G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntnis der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Pringsheim's Jahrbuch für wissenschaftliche Bot., Bd. XVIII, S. 346 ff.

A. Jenčič, Beiträge zur Kenntnis der Bastfasern bei Thymelaceen, Öst. bot. Zeitschr., 1902, Nr. 4 und 6.

² Über Vorkommen und Erklärung solcher wellenförmiger Contouren bei Bastzellen normaler Pflanzen, so bei *Thespesia lampas, Abelmoschus tetraphyllos,* siehe J. Wiesner, l. c.

zahlreichere Markstrahlen als das normale. Während diese hier höchstens dreireihig sind, treten im Maserholze vorwiegend

mehr als dreireihige Markstrahlen auf.

Die histologische Ausbildung des Libriforms entspricht der von *Quercus cerris*.

Über den Faserverlauf konnte ich wegen des geringen Materiales keine übersichtlichen Beobachtungen anstellen. Die bei *Quercus* sich wiederholende knäuelige Anordnung der Fasern fand ich bei *Juglans* nicht, wohl aber verlaufen die Holzelemente in bogenförmigen Krümmungen zwischen den Parenchymzellen.

Eine interessante Differenzierung der Parenchymelemente in dem die Masercentren bildenden Gewebe will ich noch anführen. Die dickwandigen englumigen Zellen haben zahlreiche Poren. Ich fand nun folgende Umgestaltung: Während eine Hälfte einer Zelle gewöhnlich ausgebildete Poren besitzt, sind diese in dem anderen Theile derselben Zelle zu quergestellten Spalten ausgezogen, oder die Spalten gehen rings um die Zelle, so dass in ersterem Falle netzförmig, in letzterem ringförmig verdickte Elemente entstehen. Fig. 2, B zeigt besonders klar den Übergang von gewöhnlichen Poren zu netzförmiger Verdickung. Aus den Parenchymzellen entstehen auf diese Weise tracheïdenartige Elemente, die in kurzen Reihen das Parenchymgewebe durchziehen (Fig. 2, A). Mit dieser Umwandlung ändert sich auch die Function der Zellen, denn während die Parenchymzellen Stärkekörner enthalten, fehlen diese in den umgewandelten Elementen. Letztere haben anscheinend die Function der Wasserleitung übernommen, was für die Pflanze begreiflicherweise von großem Nutzen sein dürfte, da in diesem Gewebe die normalen wasserleitenden Elemente fehlen. Diese Beobachtung¹ liefert einen neuen

¹ Ähnliche Beobachtungen über Gestalts- und Funktionsänderung der Zellen, siehe Mäule, 1. c., S. 5. Bei den ersten Theilungsvorgängen nach der Verwundung verwandeln sich die noch unverholzten Tracheïden durch Bildung von Querwänden in Parenchymzellen.

G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig, 1884, S. 358. S. 356, Fig. 124, l.

E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, Jena, 1903, S. 164 f. (Nachträglich während des Druckes eingefügte Anmerkung.)

1168 I. Vepřek,

interessanten Beweis für die latente Fähigkeit der Gestalts- und gleichzeitigen Functionsänderung der Zellen, welche auf Veranlassung uns unbekannter Reize in zweckmäßigster Weise ausgelöst wird.

Zusammenfassung.

Die wichtigeren Ergebnisse dieser Untersuchung lauten: Die Maserung ist bei dem untersuchten Stamme von Quercus cerris eine Folge zahlreicher Verwundungen. Das Maserholz nimmt dementsprechend vielfach den Charakter von Wundholz im Sinne von de Vries an.

Das untersuchte Eichenmaserholz unterscheidet sich aber in Bezug auf Zusammensetzung vom normalen Holze auch dadurch, dass an den Verwundungsstellen Phloëmelemente in den Holzkörper eintreten.

Sie sind von kurzzelligem Parenchym umgeben. Mit zunehmender Entfernung von diesen Partieen erscheinen Holzparenchym und Tracheïden, hierauf die in der Entwickelung zurückbleibenden Gefäße und Libriformfasern. Markstrahlen erfahren geförderte Ausbildung, besonders die abnormal breiten sind für das Maserholz typisch.

Der gestörte Faserverlauf des Maserholzes ist bedingt durch das mächtige Parenchymgewebe und die Markstrahlen, welche die Xylemelemente in ihrer normalen Längenerstreckung verhindern, so dass sich letztere bogenförmig zwischen den Parenchymzellen hindurchwinden oder ringförmig die breiten Markstrahlen umgeben.

In der secundären Rinde, welche über dem Maserholze liegt, erscheinen die Krystallkammerfasern reichlicher als im normalen Phloëm.

Die histologischen Veränderungen des maserigen Holzes, beziehungsweise des maserig gewordenen Bastes machen sich hauptsächlich in den mechanischen Xylem- und Rindenelementen bemerkbar. Libriform und Bastfasern erleiden durch ungleichmäßige Wandverdickung Verengung des Lumens, die bei letzteren selbst partielles Schwinden desselben herbeiführt. Die Wände

der genannten Elemente sind durch den Druck, den die anliegenden Markstrahlen und das kleinzellige Parenchym ausüben, wellenförmig contouriert.

Bei dem Maserholze von *Juglans regia* wurde ferner der Übergang von Parenchymzellen zu wasserleitenden tracheïdenartigen Elementen constatiert, welcher durch Umwandlung von einfachen Poren zu netz- und ringförmiger Verdickung bewirkt wird.

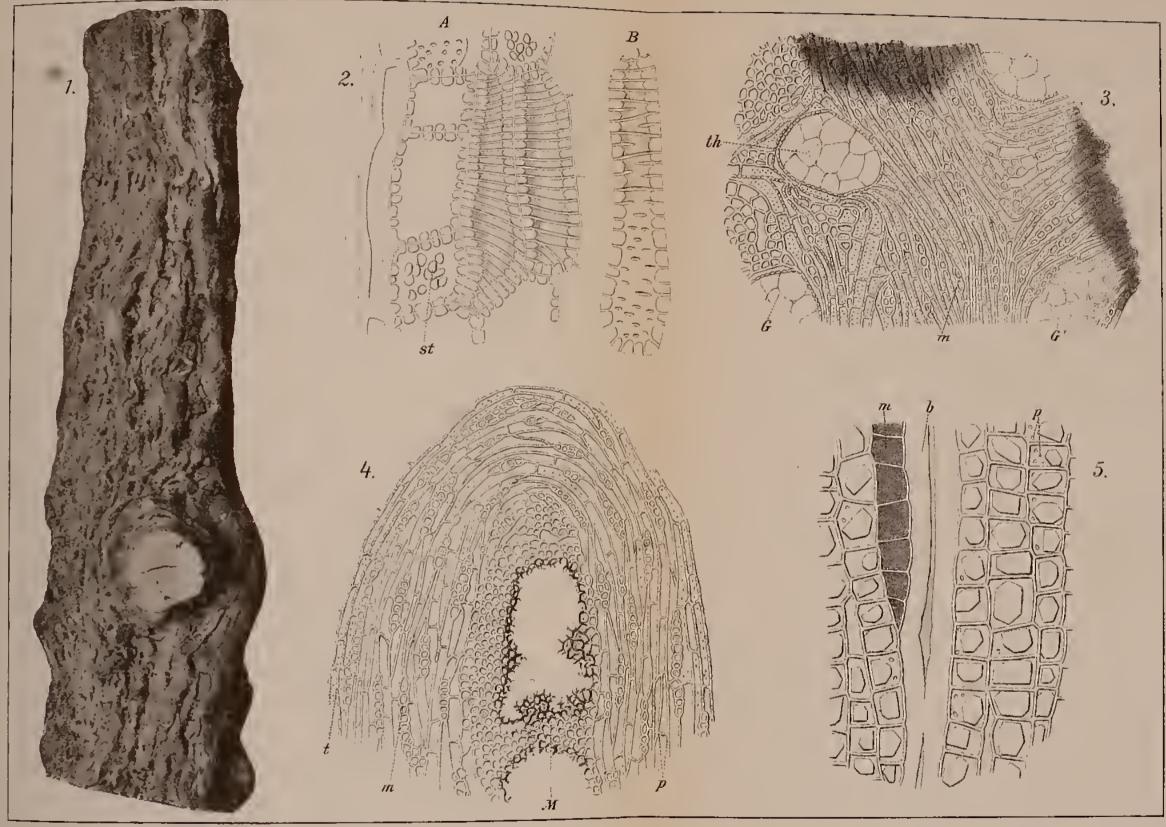
Ich erfülle an dieser Stelle die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrath Julius Wiesner, sowohl für die Überlassung des Untersuchungsmateriales als auch für das Interesse, welches er stets der vorliegenden Arbeit entgegenbrachte, meinen Dank auszusprechen.

Tafelerklärung.

- Fig. 1. Oberflächenansicht des von der Rinde befreiten gemaserten Stammes von Quercus cerris.
- Fig. 2. Schnitt durch das Maserholz von *Juglans regia*. A links Parenchymzellen, Stärke *st*, enthaltend, rechts ringförmig verdickte tracheïdenartige Elemente. B eine Parenchymzelle, welche den Übergang von Poren zu netzförmiger Verdickung zeigt. Vergr. 750.
- Fig. 3. Tangentialer Längsschnitt durch das Maserholz von *Quercus cerris*.

 G querdurchschnittenes Gefäß, G' der Länge nach angeschnittenes Gefäß, th Thyllen, m einreihige Markstrahlen. Vergr. 70.
- Fig. 4. Tangentialer Längsschnitt durch ein Auge der Maser aus dem Holze von *Quercus cerris. M* abnorm breiter Markstrahl mit einer Lücke im Centrum, p Holzparenchym, t Tracheïden, m einreihige Markstrahlen. Vergr. 70.
- Fig. 5. Schnitt durch das gemaserte Phloëm von Quercus cerris. Zu beiden Seiten Krystallkammerfasern, Krystalle von oxalsaurem Kalke enthaltend, mit Poren p, m einreihiger Markstrahl, b Bastzelle, die an einer Stelle solid ist. Vergr. 400.

Vepřek, J.: Has mislánny and Halkund Linde



Druch von C. Angerer & Goscol Men

in maar in a Niges